高粱胚乳臘質基因的研究

謝兆樞　黃懿秦　林智良
國立臺灣大學農藝學系

摘　要

高粱第六染色體上的臘質（Waxy）基因座是主控胚乳澱粉中粉質澱粉的生成。我們從100個收集保存的種源中選出9個具有代表性的品系來調查其粉質澱粉的含量。在高與低粉質澱粉含量品系間雜交所得之 F_2 後裔的變化顯示，高粉質澱粉顯然是受制於一個顯性基因，然有數個組合的 F_2 後裔並不符合3：1之理論分離比，此顯示除了主要的顯性基因之外，尚有一些修飾基因與之相互作用，共同影響著粉質澱粉的含量。

另外，我們亦從保存的種源中選出三個品系，來調查在人工候室中設定三種不同的日/夜溫度處理（35℃/30℃，25℃/20℃與15℃/13℃）品系間粉質澱粉含量的變異。結果顯示溫度對各品系之粉質澱粉含量均具有極顯著的效應。在我們的討論裡，我們將提示初步的遺傳數據。

突變種向來是被用來作深入的遺傳研究的工具。在我們過去的工作裡，我們也在保存的種源中篩選天然的突變體或誘致新的突變體。在這次的討論中，我們敘述一個得自EMS處理非臘質品系15405的臘質突變體。由之衍生出三個品系，歷經連續自交予以繁殖固定。此三個品系後裔胚乳澱粉內的粉質澱粉含量（%）分別為5.1±0.2，5.7±0.4與5.6±0.5。由此結果我們確知EMS的處理已使得15405的Wx基因產生了有效的突變。關於此突變體的機制將有待進一步的研究。

關鍵字：粉質澱粉，EMS，突變，高粱，臘質基因座。

前　言

臘質基因座（Wx locus）控制禾穀類種實澱粉組成的機制在於其顯性對偶基因(allele)，可以碼定一種與澱粉粒緊密結合的葡萄糖基轉移酵素（starch-granule-bound glucosyl transferase)(Nelson and Rine, 1902；Nelson and Tsai, 1964），此即慣稱的Wx蛋白(waxy protein)。這種Wx蛋白在玉米種子的分子量為58 KD，在水稻種子則為60 KD，主司澱粉合成過程中粉質澱粉(amylose)的合成(Nelson and Rine, 1962；Tsai, 1974；Nelson et al., 1978；Echt and Schwartz, 1981；Sano et al., 1986）。

高粱在本省主要作爲釀酒與飼料之用，優良的種實澱粉品質可提高其加工後產品之經濟價值，例如酒之香氣、飼料之營養價值(Hseih and Pi, 1979)。在普通非臘質(nonwaxy)品系胚乳中，澱粉係由75% 膠質澱粉與25% 粉質澱粉組成；而在臘質(waxy)品系胚乳中，幾乎不含粉質澱粉(Sullins and Rooney, 1974)，其臘質基因產物(Wx 蛋白)分子量亦爲60 KD (Hsieh, 1988)；多年來，我們已針對此基因座進行了初步的生化、免疫特性的探討（林，1991；謝與謝，1989），同時對高粱品系間該基因的遺傳特性亦有所了解（鄔等，1990a；鄔與謝，1990；鄔等，1990b）。本文擬就與高粱種實澱粉育種改良相關的主題作一簡介。

胚乳粉質澱粉含量之變異

本實驗室所保留的100個高粱品系，以粉質澱粉含量簡測法測定後，結果發現供試品系間粉質澱粉含量範圍8.8% 到41.42%，變幅達32.62% (表一)。在水稻非臘質品種中，Willams et al.（1958)與Juliano (1979）均發現粉質澱粉含量有很大的差異存在。以後陸續有學者發現，造成粉質澱粉含量變異是因臘質基因座內一序列複等位基因的不同表現與其它基因座的聯合控制所致（Sano et al., 1986；Kumar et al., 1987；Yano et al., 1988）。而在玉米中，則由於轉移因子（transposable elements）插入或移出而造成此基因有不同表現的程度，致使粉質澱粉含量有所差異（McClintock, 1951；Wessler et al., 1986）。至於在高粱中粉質澱粉含量變異的原因，則尚無研究。但由水稻與玉米的例子來看，此性狀之組成與遺傳模式，可能並不單純。從高粱不同粉質澱粉含量範圍內選出具代表性的品系，進行單粒分析法分析其粉質澱粉含量，結果如表二所示。表中129-3A，V-10及V-46之粉質澱粉含量最低，均不超過8%；其Wx蛋白質的相對含量均爲9%，其它六個品系的粉質澱粉含量範圍34.22% 到40.43%，均爲典型之非臘質型；其Wx蛋白質的相對含量亦頗高（60.45%-100%），此顯示兩者一定的關係確實存在，唯在含量的相關上卻沒有直線的關係。謝與謝（1989）指出高粱胚乳中粉質澱粉含量於授粉後10-15天達最高量，之後會稍微下降至一定量，然後持續至生育後期。而控制澱粉合成的酵素活性，也是在授粉後第9-10天左右達最旺盛期，以供合成所需。由於供試的親本材料均爲授粉後40天左右的種實胚乳，屬於生育後期，此時粉質澱粉含量已達一穩定狀態不再增加合成，且Wx蛋白質之生理作用可能已完成。因此，在粉質澱粉含量與Wx蛋白質間沒有明顯的關係存在。所以，若要釐清此一關係，仍需以不同發育期的材料，測定Wx蛋白質與粉質澱粉含量才能有一明確結論。

將前述之三個低粉直澱粉含量的品系分別與六個高粉質澱粉含量之品系雜交，每一雜交組合逢機取100粒F_2種實分析其每粒之粉質澱粉含量並按Kumar et al.（1987）之在F_2予以歸類成高與低粉質澱粉含量，並進行3：1之卡方符合度測驗，結果如表三所示。在十八個雜交組合中，計有V-16×V-3，V-10×V-118，V-10×V-94，V-10×V-182及V-10×V-55等五個組合之F_2不符合理論分離比，其餘十三個組合之F2均符合。此意謂，高粱胚乳粉質澱粉的含量基本上是受制於一個基因座的控制；高粉質澱粉之對偶基因對低粉質澱粉之基因爲顯性。唯在五個不符合理論比之組合中，有四個均爲以V-10作爲母本者此顯示V-10尙具有若干之修飾基因(modifer gene)，由於此等修飾基因與高粉質

Table 1. Amylose content in sorghum lines

Line	Amylose cotent (%)	Line	Amylose cotent (%)
129-3A	8. 80	SPI 61455 Hegari	31. 13
C. Kafir 5765-6-1-11-3	10. 00	F.C. 8952 pw wh milo	31. 19
13981	11. 50	(P) Other-PI 276799c	31. 19
(P) Othher-5402-3	12. 00	(P) Other-PI 257598c	31. 32
Kafir 5896-32-1	12. 41	1727	31. 42
18001	12. 56	(P) Other-5463-4	31. 50
北 掃	13. 94	MN 766	31. 50
15806	14. 78	(P) Other-PI 152736c	31. 57
Fexice 54 hybrid	17. 52	E. Hegari	31. 58
1901	25. 31	Guad Sei 6662-5-2-1	31. 65
5423-B	26. 00	R. S. 610	31. 80
DDE Shallu	26. 15	E. Heg. 25248	31. 91
(P) I.S-3401	26. 40	(P) I.S-8237c	31. 97
(P) I.S-2266	27. 20	DDE Shullu 6657-25-4-6	32. 03
Shallu (Taichung)	27. 22	DDET 6660-2-1-2-1	32. 03
C. Kafir wx 75765-1-40-3	27. 22	(P) I.S-3163	32. 05
(P) Other-68-1-18	27. 60	DDYE HEGARI SA 7698-6-M	32. 11
F.C. 11574 Reed Kafir	27. 76	F.C. 4612 Fet Fulli Duein	32. 34
Arizona Imperial Kafir T	27. 98	F. PI. 52606 African Kafir	32. 49
1103	28. 00	1358	32. 56
(P) I.S-7822	28. 21	(P) I.S-2319	32. 56
BR 64	29. 13	Yel End Combin Shallu	32. 64
139515	29. 57	S.A. 1026-124-M-2	
Sa 367TEXAS Bh Kafir	29. 59	(P) Other-3914-3	32. 68
(P) I.S-8361	29. 59	MN 878	32. 72
S. A. 281 Early Hegari	29. 59	DD wh Heg. 6645-4	32. 94
F. C. 6607 Bh Kafir Line 153	29. 66	48770 wh Kafir	33. 02
(P) I. S-8088C	29. 70	(P) Other-62-126-1	33. 25
(P) Other-3911-2	29. 90	(P) Other-5976-3	33. 27
SA 278 Arizona Hegari	30. 05	(P) I.S-6271c	33. 33
Arizona	30. 05	(P) I-S-68820c	33. 33
Rice Kafir (Tall Mutation) T	30. 20	DD Yel End Hegari	33. 40
(P) Other-3917-3	30. 40	S.A. 7532-1-2-2-4-3 8/6	
(P) Other-S-A 1995c	30. 61	12311	33. 71
29013	30. 66	T.S. 7313 Hegari	33. 71
0786	30. 81	2481	33. 86
(P) I.S-8264c	30. 87	(P) Other-5813	33. 98
(P) 2316c	30. 93	(P) Other-PI 152705c	34. 24
S.A. 278 Arizona Hegari	31. 00	SA 1595-1-8 Combine Hegari	34. 32
S.A. 310 Highland Kafir	31. 11	E. Heg. X Bonta 5820-17-5-7	34. 32
F.C. 8956 pearl Kafir	34. 40	Arizona 4s 2650 Shullu	35. 77
D.Shullu 5463-15-5-4	34. 40	C. Kafir 6062-1-8-3	36. 00
(P) Other-68-22-87	34. 40	Coastland	36. 08
C. Kafir ex 5809-4-2	34. 63	臺北農家種	36. 15
DDE Hegari SA 7598-6-M	34. 70	Kafir 4 dose (B)	36. 84
(P) Other-PI 156759c	34. 75	1884	36. 99
SA 7529-55-1-1-1-1	34. 93	Shallu 5378	37. 53
S. dummondii	35. 01	DDET 6660-2-1-2-1	39. 21
15405	35. 16	1150	40. 12
139077	35. 62	DDE Shallu 6657-25-4-6	40. 27
T.S. 7313 Hegari	35. 69	Shallu	41. 42

澱粉對偶基因的交感作用，致使 V-10 與其它低粉質澱粉含量之 V-46、129-3A 表現不同。此種影響臘質基因座表現的修飾基因在水稻的研究裏非常普遍（古與李，1981；Kumar et al., 1987；Kumar and Khush, 1988)。本試驗材料之 V-10，修飾基因表現至爲頻繁與明顯，頗值得作更深入的探討。

然就表三言，若將 F_2 種實之粉質澱粉含量的分佈視同連續變異，而不加以分類，則按 Wright (據 Castle, 1921) 與酒井 (1952) 等之方法，來推論其有效基因數時，由表三復可整理得表四（去除明顯之修飾基因作用之個組合）。由表四得知，參試組合之 r_1 由 1.39 至 8.95，r_2 由 0 至 3.42。此顯示，胚乳的臘質與非臘質特性雖以臘質基因座爲其遺傳標識，然就胚乳含量言，參與的基因不在少數。

異常溫度下高粱胚乳粉質澱粉含量之遺傳分析

參試的三個品系 V31、V51 和 V159 於臺大人工氣候室不同溫度下發育成熟之種實粉質澱粉含量分析顯示，三個品系之種實粉質澱粉含量均對溫度效極顯著（$p<0.01$），表示三個品系之種實粉質澱粉含量均受溫度的影響。進一步分析各品系的種實粉質澱粉含量在不同溫度下發育變化趨勢，V31 在中高溫（25-35℃ 日溫）下發育之種實粉質澱粉含量呈現穩定；V 51 爲在中低溫（25-15℃ 日溫）下發育之種實粉質澱粉含量呈現穩定；V159 爲三種溫度下發育其種實粉質澱粉含量均呈不穩定的品系。

爲了瞭解三個對溫度不同反應型的品系，在田間不同期作栽植下的種實粉質澱粉含量的實際表現。於民國 82 年與 83 年，分爲兩個期作種植於臺大農場。春作於三月上旬育苗，六月下旬收穫；秋作於八月初育苗，十二月中旬收穫。變方分析結果顯示，期作間的效應對種實粉質澱粉含量，對 V31 爲顯著（$p<0.05$）、V159 爲極顯著、V51 則爲不顯著。V51 不顯著的原因可能是本身種實粉質澱粉含量對溫度反反應變化幅度較小，因此不易在田間各種自然條件的綜合作用下表現出期作間的差異。年度

Table 2. Amylose content and Wx protein relative content of nine representative lines

Line code No.	Amylose content(%)*	Wx protein relative content(%)**
129-3A	5.65	0
V-10	6.92	0
V-194	37.27	60.45
V-3	39.73	91.43
V-55	37.22	69.78
V-118	40.43	82.28
V-182	38.46	69.78
V-46	7.57	0
V-25	34.22	100.00

* Amylose content was calculated on the dry weight of single seed.

** Relative content was extimated on the basis of the density of protein band; V-25 with the greatest density was shown as 100% .

Table 3. Range of amylose content in F_2 seeds from different crosses of high and low amylose content

Cross	Amylose class (%)	Observed frequency	X2 (1:3)
129-3A X V-25	1.92- 3.43	24	0.05
	13.25-24.34	76	
129-3A X V-118	1.92- 3.43	22	0.48
	17.28-28.26	78	
129-3A X V-3	1.91- 3.16	33	3.41
	9.73-32.15	67	
129-3A X V-194	1.91- 3.68	18	2.61
	9.73-29.12	82	
129-3A X V-182	1.92- 4.18	22	0.48
	18.04-34.41	78	
129-3A X V-55	1.92- 5.44	29	0.85
	11.99-28.12	71	
V-46 X V-25	2.67- 3.68	24	0.05
	13.79-25.60	76	
V-46 X V-118	3.43- 5.95	28	0.48
	16.28-30.13	72	
V-46 X V-3	17.28-24.59	81	-
	25.83-31.39	19	
V-46 X V-194	2.42- 5.19	23	0.21
	11.49-31.64	77	
V-46 X V-182	3.68- 5.44	18	2.62
	23.07-36.18	82	
V-46 X V-55	3.68- 9.73	21	0.85
	16.53-30.63	79	
V-10 X V-25	15.77-19.80	31	1.92
	20.05-26.10	69	
V-10 X V-118	2.67- 8.47	4	-
	13.50-19.80	74	
	20.05-28.11	22	
V-10 X V-3	1.92- 4.18	27	0.21
	12.24-28.62	73	
V-10 X V-194	12.75-19.80	61	-
	20.05-25.85	39	
V-10 X V-182	13.25-19.80	75	-
	20.05-25.09	25	
V-10 X V-55	12.24-19.80	67	-
	20.05-24.59	33	

Table 4. Number of effective genes estimated on the basis of amylose content in F_1 and F_2 from crosses between high and low amylose content

Entry	P_1	P_2	F_1		F_2		No. of effective gene*	
	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	σ^2	$\bar{x}$	σ^2	r_1	r_2
129-3A×V-194	5.65	37.27	24.04	6.21	16.99	54.95	2.56	0.14
129-3A×V-3	5.65	39.73	22.92	2.73	13.74	74.17	2.03	0.00
129-3A×V-55	5.65	37.22	26.34	4.31	16.79	88.67	1.48	0.29
129-3A×V-118	5.65	40.43	26.65	0.25	18.22	74.07	2.05	0.09
129-3A×V-182	5.65	38.46	25.09	0.25	21.10	97.14	1.39	0.10
129-3A×V-25	5.65	34.22	20.94	16.57	15.60	57.81	2.47	0.02
V-10×V-3	6.92	39.73	28.48	5.32	15.76	78.00	1.85	0.37
V-10×V-118	6.92	40.43	26.70	0.79	17.58	16.74	8.95	0.58
V-46×V-194	7.57	37.27	37.60	3.61	17.68	71.02	1.64	3.42
V-46×V-55	7.57	37.22	31.22	3.06	20.69	73.44	1.56	1.11
V-46×V-118	7.57	40.43	29.48	1.31	16.78	66.37	2.07	0.46
V-46×V-182	7.57	38.46	25.19	6.12	23.63	86.46	1.48	0.06
V-46×V-25	7.57	34.22	30.31	4.50	16.12	59.30	1.62	1.62

* r_1 and r_2 denote number of effective factors by Wright (in Castle) and Sakai, respectively.

間的效應，在三個品系均呈顯著的粉質澱粉含量變化。在三個品系中，V31 和 V159 的種實粉質澱粉含量，春作明顯高於秋作，V51 則沒有明顯的差異，而在期作間表現穩定的狀態。

比較人工氣候室不同溫度與田間春秋兩期作的種實粉質澱粉含量改變的情形，V31 可說是得到一致的結果，亦即較高溫的春作發育的種實，其粉質澱粉含量高於較低溫的秋作發育的種實；相對的，V51 在春秋兩期作種實粉質澱粉含量並無明顯的變化，此結果與人工氣候室不同溫度的結果無一致性，顯示較複雜的田間環境條件可能抵消溫度的作用，反而使其種實粉質澱粉含量在不同期作間維持恆定；V159 在人工氣候室不同溫度下，發育出不同的種實粉質澱粉含量，且其變化幅度在三個品系中爲最高，表示其種實粉質澱粉含量受到溫度的作用很大，因此可以解釋其種實粉質澱粉含量在兩個期作發生明顯改變的部份原因。綜上所述，由人工氣候室的資料可以確定 V31、V51 和 V159 之種實粉質澱粉含量變化，爲對溫度反應不同型之品系。但是在田間栽植的情況下變因成份較爲複雜，故其結果乃與人工氣候室的結果有所差異。

高粱臘質基因的誘變

從高粱非臘質品系的種子經由 EMS 的處理，並在其 M1 植株花穗的自交裡，我們獲得了一個突變株。由此突變株衍生出三個品

系，歷經連續自交予以繁殖固定。

本試驗總共處理 4,300 高粱種子，實際存活之株數爲 707 株，其中 25 株爲對照組，682 株爲處理組。每株取樣進行花粉鏡檢，結果如表五所示。從正常花粉與不正常花粉所佔的比例來看，EMS 處理對各種基因型的各別植株均有不同程度的影響。在 WxWx 基因型的植株花序中檢查其是否帶有 wx 的花粉，則意謂 EMS 的處理導致 Wx 基因座的改變。由表五花粉鏡檢，利用碘液可以分辨帶有 Wx 與 wx 對偶基因的花粉特性，挑出可能以嵌合體（chimaera）形式存在但卻可遺傳的突變植株，本實驗計得 5 株，其中第 1、2、4 號處理各有 1 株，植株代號分別爲 1-141t、2-2-35 及 2-4-71；第 3 號處理則得 2 株，植株代號分別爲 2-3-4 與 2-3- 67。各處理方式對於隱性突變的誘致效果並不明顯，所得的 5 株於 78 年秋繼續繁殖，檢查花粉基因型（Wx 與 wx），並套袋自交，結果列於表六。由表六得知，繁殖的高粱植株受 EMS 的葯害仍在，不正常花粉所佔的比率極高，介於 41.32% - 88.25% ，各株花粉中屬於 wx 突變型者以 2-2-35 爲最高，約占 2.16% ，其餘者均不及 1% ；植株自交的種實結實率偏低，亦以 2-2-35 爲最高，得到 87 粒自交種子，隨後即以此植株之後裔選出純質結合 wxwx 之突變體。

79 年春將上述 87 粒自交種子播種，在存活的植株進行花粉鏡檢，同時所得自交種子全部逐粒檢查胚乳，計獲得 I-12-2、I-14-2 與 I-15-4 三株 M2 同行結合體（wxwx7980）。經 79 年秋與 80 年春、秋之自交，選拔生長優良的個體，繼續維持，其結果如表七所列。由於誘變之植株生長發育比正常植株弱小，尤其種子結實率均偏低且發育不佳。隨後的胚乳粉質澱粉含量的分析則選取分別來自 79 年春 I-12-2、I-14-2 與 I-15-4 之生長良好的 80 年秋後裔：0703、0701 及0705，結果如表八所列。由表中得知，三株純質結合的突變體的粉質澱粉含量（%）分別爲 5.1±0.2、5.7±0.4 與 5.6±0.5，與其誘變來源品系 15405 的臘質同源系 15806 比較，含量顯見相同，我們推測此等個體的 Wx 基因已因 EMS 的處理發生改變，無法再表現控制大部分的粉質澱粉合成功能，此三個品系應爲 15405 的突變品系無訛。

Table 5. Results of scanning the pollen grains on M_0 plants induced by EMS.

Code no. of treatment	Genotype	No. of viable plant	Estimated no. of pollen sample	Normal pollen (%)	Aborted pollen (%)	No. of plants with wx pollen grains
1	WxWx	254	38, 420	40. 72	59. 28	1
2	WxWx	197	37, 706	26. 89	73. 11	1
3	WxWx	119	32, 263	17. 57	82. 43	2
4	WxWx	98	33, 760	15. 59	84. 41	1
5	WxWx	14	28, 824	87. 27	15. 73	0
6	wxwx	(25)	32, 480	69. 09	30. 91	(25)
Tot al		707				5

Table 6. Frequency of nonwaxy (Wx) and waxy (wx) pollen grains and nunmer of selfed seed produced on M_1 plants induced by EMS

Pedigree no. of M_1 Plants	Estimated no. of pollen sample	Wx pollen (%)	wx pollen (%)	Aborted pollen (%)	No. of selfed seed
1-1-41t	52, 711	58. 40	0. 28	41. 32	0
2-2-35	24, 635	34. 97	2. 16	62. 87	87
2-3-45	21, 169	11. 43	0. 32	88. 25	0
2-3-67	24, 302	19. 91	0. 02	80. 06	4
2-4-71	28, 644	12. 81	0. 65	86. 51	0

Table 7. Derived lines and number of seed produced of the recessive wx mutant 2-2-35

1990 spring	1990 fall	1991 spring	1991 fall	No. of seed
I-12-2 wx	0303-3	1702c-1	0703	962
I-14-2 wx	0304-1	1701c-1	0701	205
	0305-8	1706c-1	0707	74
I-15-4 wx	0306-3	1701b-1	0702a	18
	0606-5	1703b-1	0704	80
	0303-6	1707-1	0708	489
	0307-5	1705-1	0706	364
	0307-7	1711a-1	0709	103
	0307-15	1704c-1	0705	1657

Table 8. Amylose content of the waxy mutants

Line	Pedigree	Amylose content X $\pm$ SD (%)
15405	Source line WxWx	36.5 $\pm$ 0.5
15806	Waxy isogenic line of 15405	5.3 $\pm$ 0.3
81S 1502	Progeny of 80F0703 (wx mutant)	5.1 $\pm$ 0.2
81S 1501	Progeny of 80F0701 (wx mutant)	5.7 $\pm$ 0.4
81S 1504	Progeny of 80F0705 (wx mutant)	5.6 $\pm$ 0.5

展　　望

我們所著手探討的高粱臘質基因是繼玉米、水稻、大麥、小麥之後的另一個禾穀類的臘質基因系統；另外在馬鈴薯亦有相同的研究（Vos-Scheperkeuter et al., 1986）。顯見臘質基因對於禾穀類種實及馬鈴薯塊莖之澱粉與食性的品質都有直接的影響；而且臘質基因座所呈現的天然與人爲變異，也顯示此基因座的細微構造有深厚的研究潛能。因此，在我們逐漸掌握高粱臘質基因的遺傳特性之後，我們亦開始準備以誘變的方式來作深入探討此基因對於澱粉合成過程的調控機制以及基因本身的分子特性。這方面的研究也是以玉米臘質基因座的對偶基因的多樣化最具代表性（Nelson, 1987），其中有31個臘質基因的隱性突變及一些不穩定的突變，都是由於移位元素 (transposable element) 的插入所引起的。Wessler and Varagona (1985) 就利用 RFLP 分析法檢定了22個臘質基因的穩定突變品系，結果其中有7個的轉錄單位（transcription unit）具有額外序列的插入，另外有4個則是發生序列的刪除。高粱臘質基因對於高粱種實的飼料與加工釀製品質的影響已如上述，因此，對於此基因的深入探討，對於品質改良的育種，能對品種特性的掌握上提供可靠的根據，於學於用均有望焉！

參考文獻

1. 古明萱、李成章。1981。水稻米粒蛋白質和澱粉醣含量之遺傳。屏東農專學報 22：24-33。
2. 林薰生。1990。臺灣高粱之生產改進與展望。科學農業 38：12-21。
3. 酒井寬一。1952。植物育種學。朝倉書店。東京。
4. 黃懿秦、陳成、畢中本。1975。蜀黍育種之研究。科學農業 23(3-4)：153 -165。
5. 鄔家琪、謝兆樞、黃懿秦。1990。蜀黍胚乳臘質基因的遺傳研究。(三)胚粉澱粉含量之變異。臺大農學院研究報告 30(2)：31-39。
6. 謝兆樞、畢中本。1979。蜀黍臘質基因影響種實性狀與製酒量、製酒品質之研究。中華農學會報新 106：30-51。
7. 謝旭亮、謝兆樞。1989。蜀黍臘質基因的遺傳研究。二、胚乳臘質基因座產物(Wx 蛋白質) 的免疫特性。臺大農學院研究報告 29(2)：23-28。
8. Castle, W. E. 1921. An improved method of estimating the number of genetic factors concerned in case of boending inheritance. Science (N.S.) 54:223.
9. Echt, C. S. and D. Schwartz. 1981. Evidence for the inclusion of controlling elements within the structural gene at the waxy locus in maize. Genetics 99:275-284.
10.Hsieh, J. S. 1988. Genetic studies on the Wx gene of sorghum. I. Examination of the protien product of the waxy locus. Bot. Bull. Academia Sinica 29:293-299.
11.Hsieh, J. S. and C. P. Pi. 1979. Effect of the waxy gene on grain quality and wine production in sorghum. J. Agric. Assoc. China New Series 106:30-51.
12.Juliano, B. O. 1971. A simplified assay for milled-rice amylose. Cereal Sci. Today 16: 334-340.
13.Juliano, B. O. 1979. The chemical basis of rice grain quality. In: Proc. Workshop Chem. Aspects Rice Grain Quality. IRRI. pp.69-90. 14.Khush, G. S., R. J. Singh, S. C. Sur, and A. L. Librojo. 1984. Primary trisomics of rice: origin, morphology, cytology and use in linkage mapping. Gen-

etics 107:141-163.

15.Kumar, I. and G. S. Khush. 1988. Inheritance of amylose content in rice (*Oryza sativa* L.). Euphytica 38:261-269.

16.Kumar, I., G. S. Khush, and B. O. Juliano. 1987. Genetic analysis of waxy locus in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 73:481-488.

17.McClintoek, B. 1951. Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Bilo. 16:13-47.

18.Nelson, O. E. and H. W. Rines. 1962. The enzymatic deficiency in the waxy mutant of maize. Biochem. Biophys. Res. Commum. 9:297-300. 19.Nelson, O. E. 1987. The waxy locus in maize twenty-five years later. Genetics 110:339- 342.

20.Sano, Y. 1984. Differential regulation of waxy gene expression in rice endosperm. Theor. Appl. Genet. 68:467-473.

21.Sano, Y., M. Katsumata, and K. Okuno. 1986. Genetic studies of speciation in cultivated rice. 5. Inter- and intra-specific differentiation in the waxy gene expression in rice. Euphytica 35:1-9.

22.Sullins, R. D. and L. W. Rooney. 1974. Microscopic evaluation of the digestibility of sorghum lines that differ in endosperm characteristics. Cereal Chem. 51:34-142.

23.Takeda, K. and T. Sasak. 1988. Temperature response of amylose content in rice varieties of Hokkaido. Japan. J. Breed. 38: 367-362.

24.Tsai, C. Y. 1974. The function of the waxy locus in starch synthesis in maize endosperm. Biochem. Genet. 11:83-96.

25.Vos-Scheperkeuter, G. H., W. DeBoer, R. G. F. Visser, W. J. Feenstra, and B. Witholt. 1986. Identification of granule-bound starch synthase in potato tubers. Plant Physiol. 82:411-416.

26.Weatherwax, P. 1922. A rare carbohydrate in waxy maize. Genetics 7: 568-572.

27.Wessler, S. R. and M. J. Varagona. 1985. Molecular basis of mutations at the waxy locus of maize: Correlation with the fine structure genetic map. Proc. Natl. Acad. Sin. USA. 82:4177-4181.

28.Wessler, S. R., G. Baran, M. Varagona, and S. Dellaporta. 1986. Excision of Ds produces waxy proteins with a range of enzymatic activities. EMBO J. 5:2427-2432.

29.Williams, V. R., W, T. Wu, Y. Tsai, and H. G. Bates. 1958. Varietal differences in amylose content of rice starch. J. Agric. Food Chem. 6:47-48.

30.Yano, M., K. Okuno, H. Satoh, and T. Omura. 1988. Chromosomal location of genes conditioning low amylose content of endosperm starches in rice, *Oryza sativa* L. Theor. Appl. Genet. 76:183-189.

Studies on the Waxy Gene in Sorghum Endosperm

Jaw-Shu Hsieh, Yih-Ching Huang, and Chih-Liang Lin

Department of Agronomy National Taiwan University

The Waxy locus on the sixth linkage group in sorghum (Sorghum bicolor (L.) Moench) controls the production of amylose in the endosperm. We had investigated the amylose content of our 100 collected germplasms. Nine representative lines were selected to study the genetic variation of amylose content. Variation of amylose content shown in F progenies from crosses between high and low amylose lines indicated that high amylose content was conditioned by a single dominant gene. F_2 progenies from several crosses did not fit well with 3:1 ratio,suggesting that one of the entries has modifiers to interact with the dominant major gene.

The other three lines were selected for the investigation on the amylose content under different temperature treatment. The treatments were set at 35℃ (day)／30℃ (night), 25℃／20℃ and 15℃／13℃, respectively， in the phytotron. The entried lines show significant difference in amylose content among temperature treatments. The preliminary genetic data would be shown in this discussion section.

Mutants have long been used in genetic studies. In our previous work, we had screened out several waxy mutants from spontaneous and induced mutants from our collected sorghum germplasms. In this discussion section, we would describe a waxy mutant of sorghum plant attained following the EMS treatment of the seeds of the nonwaxy sorghum line 15405 and self-pollination of the M1 plants. Upon such a mutation, three lines, I-12-2, I-14-2 and I-15-4 have been derived. It is observed that the amylose content (％) of endosperm starch of the progenies of the three lines were 5.1 ± 0.2, 5.7 ± 0.4 and 5.6 ± 0.5, respectively. The results suggest that the EMS treatment has induced a mutantion at the Wx locus of 15405. The mechanism of the mutagenesis of the locus shall be further investigated.

Keywords: Sorghum, Amylose, EMS, Mutation, Waxy locus.